SPIXIANA	12	2	213–226	München, 31. Oktober 1989	ISSN 0341–8391

Aus dem Institut für Zoologie I der Universität Würzburg

Über die geographische Variabilität der Schwanzfortsätze an den Hinterflügeln des Segelfalters *Graphium agamemnon* (L.), sowie über Folgerungen hinsichtlich der Ausbreitung dieses Falters

(Lepidoptera, Papilionidae)

Von Th. A. Wohlfahrt

Wohlfahrt, Th. A. (1989): Über die geographische Variabilität der Schwanzfortsätze an den Hinterflügeln des Segelfalters *Graphium agamemnon* (L.), sowie über Folgerungen hinsichtlich der Ausbreitung dieses Falters. – Spixiana **12/2**: 213–226

As in many butterflies, the males of swallowtails are apomorphic. *Graphium agamemnon*, a swallowtail from the tropical Old World, displays phenotypes ranging from hind-wings of full tail-length to taillessness. The relation between tail-length, wing size, and the form of the wings was compared in samples taken at random from defined large territories. The tail-lengths were found to decrease continously from the westmost to the eastmost regions of dispersal. Most remarkedly, the reduced tail-lengths always appeared first in males: From almost equal values in the west (India) significant differences between both sexes arose, whereas in the eastern territories (the Papuas) the hind-wings were equally tailless. Therefore the presence of tails obviously indicates the primary state. Individuals of about equal tail-length are exclusively found in South-India, while different lengths first appear in the nord. The population seems to have spread from southern regions towards the north, where it evidently was stopped. This would indeed have been the case if the butterflies had developed while the Indian continent had not yet joined the Laurasic continental block. The folding up of mountain chains in Central Asia could have directed the further spreading of the swallowtails in eastern directions, accompanied by a continous reduction of tail-length. The results reveal taillessness in eastern *G. agamemnon* as a secondary character.

Prof. Dr. Th. A. Wohlfahrt, I. Zoologisches Institut der Universität, Röntgenring 10, D- 8700 Würzburg, F. R. G.

Einleitung

Im Zusammenhang mit der Beschreibung eines völlig ungeschwänzten ♂ von *Iphiclides podalirius* (L.) war in Betracht gezogen worden, daß möglicherweise der Entwicklungstrend des Segelfalters auf den Verlust der Schwänze hinzielt, weil diese schwanzlose Form dem bei *podalirius* apomorphen männlichen Geschlecht zugehört (Wohlfahrt 1965, 1986). Ebenda wurde an die Existenz schwanzloser Segelfalter im südostasiatischen Raum erinnert. Eine besondere Stellung nimmt *Graphium agamemnon* (L.) ein, bei dem in großer Variationsbreite Übergänge von geschwänzt bis unge-

schwänzt gefunden werden. Deshalb erschien es erfolgversprechend, die Schwanzlängen dieses Falters hinsichtlich der Ausbildung bei ♂♂ und ♀♀ genauer anzusehen. Dabei war nach der Literatur außer der individuellen besonders die geographische Variabilität zu beachten. Die Ausbildung der Schwänze wird häufig mit zur Charakterisierung der zahlreichen Lokalformen herangezogen, ohne daß sie im Zusammenhang gesehen werden. Die auffallendsten Besonderheiten des *agamemnon* hat schon Wallace (1865) genannt, so die regionalen Unterschiede in der Größe und die Abnahme der Schwanzlängen von Westen nach Osten. Rothschild (1895) weist darauf hin, daß die Unterscheidungsmerkmale der Lokalformen nicht so deutlich ausgeprägt seien wie bei anderen *Papilio*-Arten. Allgemein seien die Schwänze der ♂♂ kürzer als die der ♀♀, besonders bei Faltern von den Molukken und aus der Papua-Region. Über einen Größenunterschied zwischen den Geschlechtern wird nirgends etwas ausgesagt. Bei Jordan (1909) findet sich zusammenfassend die Feststellung, daß die Hinterflügel geschwänzt sind, und zwar die Schwänze beim ♀ länger als beim ♂, und bei den indomalayischen länger als bei den papuanischen Faltern. In späteren Veröffentlichungen (D'Abrera 1976 et al.) sind nur noch einzelne Formen beschrieben, ohne auf einen größeren Zusammenhang einzugehen.

Material

Graphium agamemnon ist eine der am weitesten verbreiteten Segelfalter-Arten der Alten Welt, er wird von Indien bis zu den östlichsten Inseln um Neuguinea und von Nepal und Südchina bis zu den Kleinen Sunda-Inseln gefunden. Die Falter sind scheu und nach allen Autoren schwer zu erbeuten. Es ist nahezu unmöglich, von sämtlichen beschriebenen Formen dieses großen Raumes Vergleichsstücke oder gar Serien zur Hand zu haben, der Verfasser war deshalb vorwiegend auf die umfangreichen Bestände der Zoologischen Staatssammlung München angewiesen. Hier entstehen Schwierigkeiten, weil vor allem ältere Stücke ungenügend etikettiert sind. So wird bei Inseltieren nur der Name der Insel genannt, detaillierte Angaben fehlen meistens. Abgesehen davon können bei den vielen beschriebenen Lokalformen auch in einer größeren Sammlung kaum umfangreiche Serien erwartet werden, was eine statistische Erfassung häufig unmöglich macht. Günstig wirkt sich der Umstand aus, daß unter den meist gleichmäßigen tropischen Bedingungen die Falter eines Gebietes sehr einheitlich aussehen. Deshalb ist es möglich, Stücke verschiedener Jahrgänge zusammenzufassen und auch mehrere Fundorte gemeinsam zu behandeln. Aus diesen Gründen wurde von einer Sonderbetrachtung der „Unterarten" abgesehen und die Gesamtverbreitung nach Maßgabe des Materials in bestimmte große Gebiete unterteilt, wobei die geographischen Gegebenheiten sowie Hinweise aus der Literatur entsprechende Berücksichtigung fanden. Die bearbeiteten Falter sind also Stichproben aus den betreffenden Großgebieten; eine derartige Aufteilung war aus statistischen Gründen notwendig. Folgende Areale wurden zusammengefaßt und die Fundorte entsprechend zugeordnet:

1. Südindien: vom 20. Grad nördlicher Breite nach Süden, einschließlich Ceylon, n= 5 ♂♂, 5 ♀♀. Die Grenze ist willkürlich gezogen, weil als nördlichster Fundort Bombay vorlag.
2. „Nordindien", Südabhang des Himalaja und ostwärts anschließende Gebirgszüge (Nepal, Sikkim, Assam, Birma, Thailand), n= 9 ♂♂, 3 ♀♀.
3. Malaysia, Java, Kleine Sunda-Inseln, nach der Literatur das hauptsächliche Fluggebiet der Nominatform *agamemnon.* Die Lombokstraße wurde trotz der trennenden Wallace-Linie (Sedlag 1987) nicht berücksichtigt, da sie für einen so rasanten Flieger wie *agamemnon* sicher keine Barriere bedeutet; n= 11 ♂♂, 10 ♀♀.
4. Celebes. Die Populationen um Celebes werden von allen Autoren als besonders auffallende Lokalformen herausgestellt, die sich durch ihre Größe und den geschwungenen Vorderrand der Vorderflügel auszeichnen, n= 12 ♂♂, 13 ♀♀.
5. Südliche Molukken (Amboina, Ceram), n= 6 ♂♂, 6 ♀♀.
6. Neuguinea mit Bismarck-Archipel (Papua-Region), n= 5 ♂♂, 5 ♀♀.
7. Philippinen. Die Falter gehören nach der Literatur zur Nominatform, doch war eine getrennte Betrachtung erforderlich, weil es sich nicht um Freilandtiere, sondern um im Laboratorium aus importierten Puppen geschlüpfte Falter handelt. Zwei Freilandfalter wurden zum Vergleich herangezogen, jedoch sonst nicht weiter berücksichtigt.

Die jeweils zusammengefaßten Areale sind im Text als Gebiete bezeichnet (Abb. 1).



Abb. 1 *Graphium agamemnon*, geographische Lage der Gebiete nach Maßgabe des vorliegenden Materials.

Methoden

Zu den n= 58 ♂♂ und n= 50 ♀♀, die einwandfrei erhalten und zum Vermessen der Schwänze geeignet waren, kommt noch eine kleine Serie von den Kei-Inseln (n= 3 ♂♂, 6 ♀♀), so daß insgesamt n= 61 ♂♂ und n= 56 ♀♀ zur Verfügung standen. Die Sicherung der Unterschiede zwischen den Kollektiven erfolgte vermittels Wilcoxon 2 Stichproben-Test (einseitig) (Pfanzagl 1968) (W-Test). Auf besondere Methoden wird an den betreffenden Stellen hingewiesen.

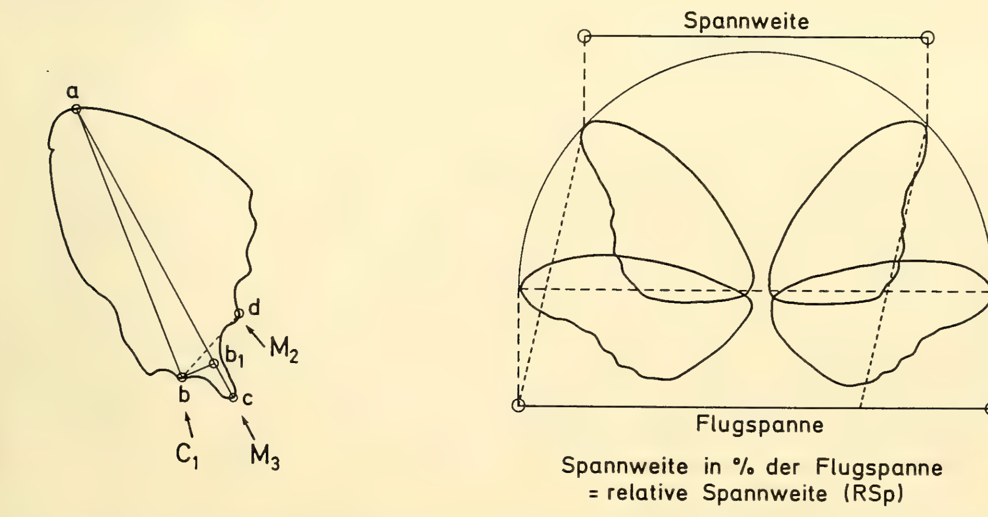


Abb. 2 *Graphium agamemnon*, Meßstrecken am Hinterflügel. Distale Aderenden: M_2: Media 2, M_3: Media 3, C_1: Cubitus 1; ab: Hinterflügellänge (L), ac: Hinterflügelgesamtlänge, b_1c: Schwanzlänge, b_1c in % von ac: relative Schwanzlänge (RSl), bd: Entfernung der Enden von C_1 bis M_2

Abb. 3 *Graphium agamemnon*, Erklärung der relativen Spannweite (RSp).

Die Flügelzeichnung und Färbung wurde bei der Zuordnung zu den Gebieten nicht berücksichtigt, weil keine Koppelung an die Schwanzlängen zu bemerken war. Sie ist wesentlich plastischer als die anscheinend recht konservative Schwanzlänge und deshalb einer Isolationsvariabilität in höherem Maße unterworfen. Die Hinterflügelschwänze (Fortsätze der Ader Media 3 = M_3) wurden unterseits ebenso vermessen wie bei *Iphiclides podalirius* (Wohlfahrt 1979), und die Schwanzlänge (Sl) zur Ausschaltung des Parameters „Größe" jeweils in Prozent der Hinterflügel-Gesamtlänge angegeben (Relative Sl = RSl) (Abb. 2).

Die Messung erfolgte mit einem kleinen, auf 0,5 mm geeichten Metall-Lineal aus freier Hand unmittelbar am Falter. Bei den verhältnismäßig langen Schwänzen des *I. podalirius* hatten sich keine Unsicherheiten ergeben, zumal genügend Material vorlag, so daß im Mittelwert geringe Meßfehler als ausgeglichen gelten konnten. Bei *Graphium agamemnon* treten infolge der großen Variationsbreite insofern Schwierigkeiten auf, als sich vor allem bei sehr kurzen Schwänzen Meßfehler störend bemerkbar machen. Deshalb wurden zur Prüfung der Zuverlässigkeit der Meßwerte von dem gesamten Material bei ♂♂ und ♀♀ wahllos je eine Stichprobe von sieben Faltern entnommen, und zwar von jedem Gebiet 1 ♂ und 1 ♀, und bei diesen jeweils Mittelwert und Streuung berechnet. Die Unterseiten der Falter jeder Stichprobe wurden anschließend fotografiert, an etwa 2,5fachen Vergrößerungen nachgemessen, nach den so gewonnenen Werten die RSl neu berechnet (exakte Messung) und den Messungen mit dem Lineal (empirische Messung) gegenübergestellt. Schließlich wurden die Werte mit Mittelwert und Streuung der gesamten Kollektive verglichen. Dabei zeigte sich, daß $\bar{M}$ der Gesamtkollektive über $\bar{M}$ der Stichproben liegt, der Unterschied ist jedoch nicht signifikant (W-Test). Die Werte der Stichproben stimmen bei empirischer und exakter Messung praktisch überein (♂♂), bei den ♀♀ ist $\bar{M}$ etwas höher, doch ist auch diese Differenz nicht signifikant (Vorzeichen-Rang-Test von Wilcoxon, Pfanzagl 1968). Die Ergebnisse der empirischen und der exakten Messungen können folglich als gleich angesehen werden (Tabelle), somit erscheint die Zuverlässigkeit der Angaben über die RSl gesichert. Als Ergänzung des nicht allzu umfangreichen Materials (♂♂) wurden auch fotografische Abbildungen aus der Literatur herangezogen (D'Abrera 1976, Cater 1983). Die Größe konnte hierbei nicht berücksichtigt werden, weil der Maßstab der Abbildungen unbekannt war, die RSl ließ sich jedoch oberseits über den Quotienten (Q) „Hinterflügellänge durch die Entfernung der Zacken C_1 bis M_2 am Hinterflügelrand" berechnen. Der Wert für Q wurde als $\bar{M}$ von 14 ♂♂ angenommen; C_1 bis M_2 ist auch auf Abbildungen meßbar, damit ist die Hinterflügellänge (L) als Q mal Entfernung C_1 bis M_2 berechenbar. Die Schwanzlänge (Sl) kann ebenfalls oberseits gemessen werden, somit ist die Hinterflügel-Gesamtlänge (L + Sl) bekannt und zugleich die RSl (Abb. 2).

Die Größe der Falter wurde nicht durch die Flugspanne ausgedrückt wie bei *I. podalirius* (Wohlfahrt 1979), sondern durch die Länge (L) des Hinterflügels (Abb. 2), weil die Variabilität der Formen und besonders des Vorderrandes der Vorderflügel bei *G. agamemnon* keine eindeutigen Aussagen erwarten ließen. Die relative Spannweite (Spannweite in Prozent der Flugspanne = RSp, Abb. 3) ergab Maßstäbe zur Beurteilung der gesamten Flügelform, wie bei *I. podalirius* (Wohlfahrt 1979).

		$\bar{M}$	S
♂♂			
Empirische Messung:			
Gesamtes Material	(n = 61)	10,898	± 3,168
Stichprobe	(n = 7)	9,329	± 3,452
Exakte Messung:			
Stichprobe	(n = 7)	9,343	± 3,445
♀♀			
Empirische Messung:		$\bar{M}$	S
Gesamtes Material	(n = 57)	15,035	± 3,466
Stichprobe	(n = 7)	14,0	± 4,441
Exakte Messung:			
Stichprobe	(n = 7)	13,571	± 4,049

Graphium agamemnon. Schwanzlänge in % der Hinterflügel-Gesamtlänge (Relative Schwanzlänge, RSl).

Bei der Angabe der Menge der bearbeiteten Falter wurden nur n = 56 ♀♀ angeführt. Die Differenz erklärt sich dadurch, daß ein ♀ ohne Zweifel falsch etikettiert war, wie sich im Laufe der Arbeit herausstellte. In der Zusammenfassung aller Falter ohne Rücksicht auf ihre Herkunft ist dieser eine Falter ohne Bedeutung.

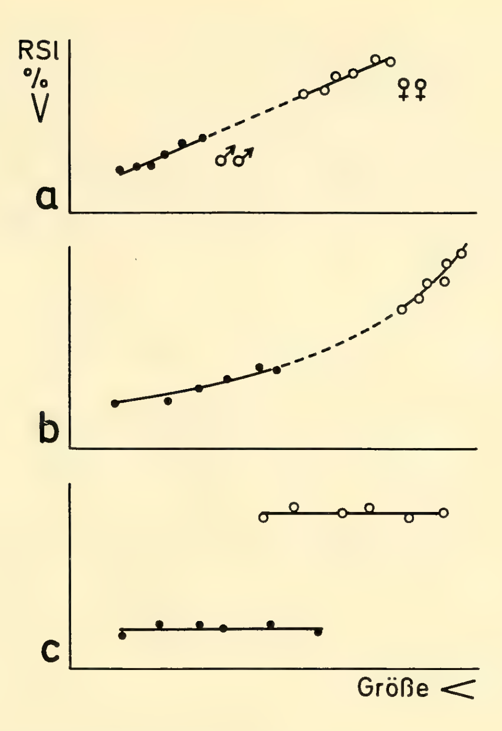


Abb. 4 *Graphium agamemnon*, schematische Darstellung von wachstumsabhängigen Größenunterschieden der RSl bei ♂♂ und ♀♀ (a, b) gegenüber Unabhängigkeit der RSl beider Geschlechter von der Faltergröße (c), nähere Erläuterung im Text.

Die Schwanzlänge bei Graphium agamemnon

Die relative Schwanzlänge in Beziehung zur Faltergröße

Bei der Betrachtung von *G. agamemnon*-Serien wird deutlich, daß die Schwänze der ♀♀ meist auffallend länger sind als die der ♂♂, wie von allen Autoren festgestellt wurde. Die Verschiedenheit ist beträchtlich, sie beträgt bei n= 56 ♂♂ und n= 51 ♀♀ aus dem Hauptverbreitungsgebiet 4,6 % der Hinterflügel-Gesamtlänge, und zwar mit 97,5 % Sicherheit (W-Test). Demgegenüber fällt weniger auf, daß die ♀♀ außerdem fast durchwegs etwas größer sind, und auch dieser Unterschied läßt sich mit 97,5 % absichern (W-Test) (n= 33 ♂♂, 27 ♀♀). Bei den restlichen n= 23 ♂♂ und n= 24 ♀♀, die aus Gebieten mit größeren Individuen stammen (Abb. 11 b), war der W-Test infolge zu geringer Anzahlen nicht anwendbar, doch ist der Größenunterschied zwischen den Geschlechtern ebenfalls vorhanden (♂♂ $\bar{L}$ = 36,3 mm); ♀♀ $\bar{L}$ = 38,4 mm). Da größere Falter entsprechend längere Schwänze aufweisen (Abb. 4 a), wird der Nachweis notwendig, daß die RSl der ♂♂ und der ♀♀ von der Faltergröße unabhängig ist. Ein erheblicher Längenunterschied wäre besonders bei positiv allometrischem Wachstum gegeben (Abb. 4 b). Diese Annahme kann als widerlegt gelten, wenn die Regressionsgerade in beiden Fällen zur Abszisse angenähert parallel verläuft (Abb. 4 c, 5). Beim Vergleich mehrerer Gebiete macht sich störend bemerkbar, daß die Regressionsgeraden infolge der jeweils verhältnismäßig kleinen Serien recht unterschiedlich verlaufen (Abb. 5, 6), doch geht niemals die Linie der ♂♂ in die Linie der ♀♀ über. Entgegengesetzte Korrelation fand sich unter anderen bei den gezogenen Faltern von den Philippinen, wobei bemerkenswert ist, daß die beiden auf Abb. 6 zusätz-

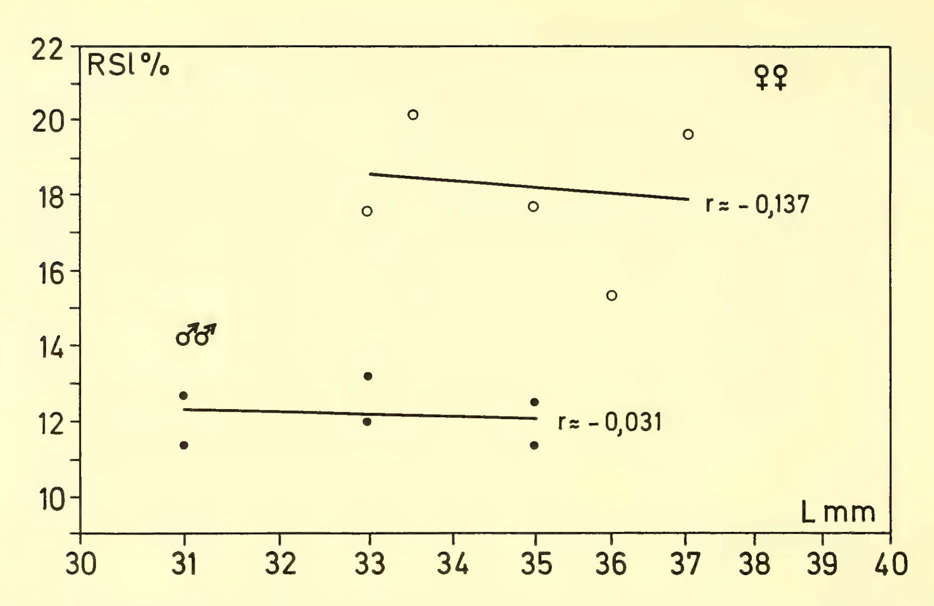


Abb. 5 *Graphium agamemnon*, Java. Relative Schwanzlänge (RSl) als Funktion der Faltergröße (Hinterflügellänge L). Punkte ♂♂ (n=6), Kreise ♀♀ (n=5).

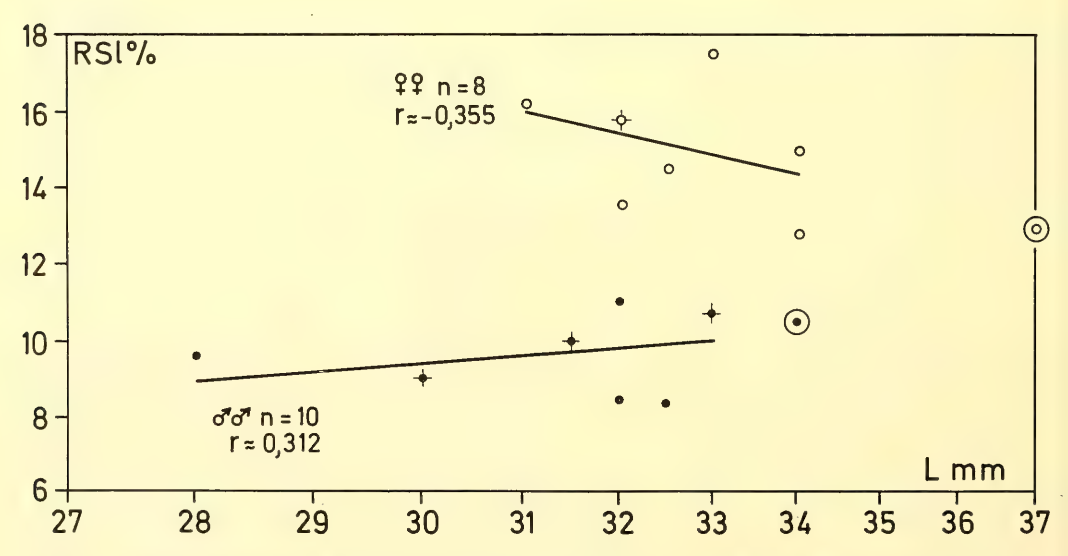


Abb. 6 *Graphium agamemnon*, Philippinen, Falter aus importierten Puppen. Relative Schwanzlänge (RSl) als Funktion der Faltergröße (Hinterflügellänge L). Punkte ♂♂ (n=10), Kreise ♀♀ (n=8), ✦Punkte doppelt belegt, in den Kreisen außerhalb der Regressionsbereiche: Freilandfalter.

lich angemerkten Freilandtiere fast genau in der Richtung der Regressionsgeraden liegen. Ob dieser Gegebenheiten erschien die allgemeine Tendenz in der Ausbildung der Schwanzlängen interessant. Deshalb wurden Korrelation und Regression bei sämtlichen ♂♂ und ♀♀ ohne Rücksicht auf die Gebiete zusammen berechnet. Dabei ergab sich für die ♂♂ und die ♀♀ negative Korrelation (Abb. 7) und keinerlei Anzeichen eines Übergangs, folglich ist die Schwanzlänge der ♂♂ von derjenigen der

♀♀ sicher unabhängig und als reales Merkmal gegeben. Die Werte der Korrelationskoeffizienten r≈−0,226 (n= 61 ♂♂) und r≈−0,277 (n= 57 ♀♀, vergl. Anm.Tabelle) sind signifikant, und zwar kann die negative Korrelation mit einer Sicherheitswahrscheinlichkeit von 95 % behauptet werden, getestet mit der von R. A. Fisher 1915 entwickelten transformierten Größe $z = \frac{1}{2} \ln \frac{1+r}{1-r}$ (Pfanzagl 1968, S. 272). Nach Abb. 7 scheinen im Widerspruch zu den vorstehenden Feststellungen größere Falter kürzere Schwänze zu haben als kleinere, welches Ergebnis erst bei Berücksichtigung der geographischen Verteilung der Faltergrößen verständlich wird (Abschnitt: RSL in bezug zu den Verbreitungsgebieten).

Die relative Schwanzlänge in Beziehung zur relativen Spannweite

Bei *I. podalirius* konnte gezeigt werden, daß relative Schwanzlänge (RSl) und relative Spannweite (RSp) bei den ♂♂ der gen.vern. und der gen.aest. negativ korreliert sind (Wohlfahrt 1979). Entsprechende Berechnungen an *G. agamemnon* (Philippinen, n= 10 ♂♂, 8 ♀♀) hatten dasselbe Ergebnis (Abb. 8). Zugleich tritt sehr auffallend der Größenunterschied in der RSl der Geschlechter in Erscheinung. Bei n= 12 ♂♂ und 13 ♀♀ von Celebes wurde ein ♂ gleichsam als „Ausreißer" festgestellt, dessen RSl bei 7S mitten im Bereich der RSl der ♀♀ lag (Abb. 9). Insgesamt zeigen die Befunde, daß auch bei *G. agamemnon* die Flügelform Einfluß auf die Schwanzlänge hat, Falter mit spitzeren Flügeln weisen in beiden Geschlechtern längere Schwänze auf. Diese Erscheinung dürfte für alle Segelfalter zutreffen, weil spitzeren Vorderflügeln spitzere Hinterflügel und damit längere Schwänze entsprechen. Diese Erkenntnis gilt allerdings nicht im Vergleich verschiedener Gebiete, denn dann müßten die kurzschwänzigen Formen weniger spitze Vorderflügel und entsprechend einen im Anstieg flacheren Vorderrand aufweisen, der sich auf die RSp vergrößernd auswirken würde. Die RSp ist jedoch bei gebietsbedingt langschwänzigen und kurzschwänzigen Formen angenähert gleich, während die RSl sehr stark differiert. Für einen derartigen Vergleich sind aus Gründen der Materialhäufung nur Formen geeignet, bei denen ♂♂ und ♀♀ nahezu gleich lange Schwänze zeigen. In Südindien (♂♂+♀♀ n= 12) und auf Neuguinea und Umgebung (Papua-Region; ♂♂+♀♀ n= 10) beträgt der Wert für die RSp einheitlich ≈73 %, der Wert für die RSl weist im ersten Fall ≈19 % und im zweiten nur ≈7 % auf. Somit ist in weit voneinander entfernten Gebieten die Schwanzlänge von der Form der Vorderflügel unabhängig. Die Schwanzlänge erweist sich damit hinsichtlich der Flügelproportionen aufs Ganze gesehen als selbständiges Merkmal.

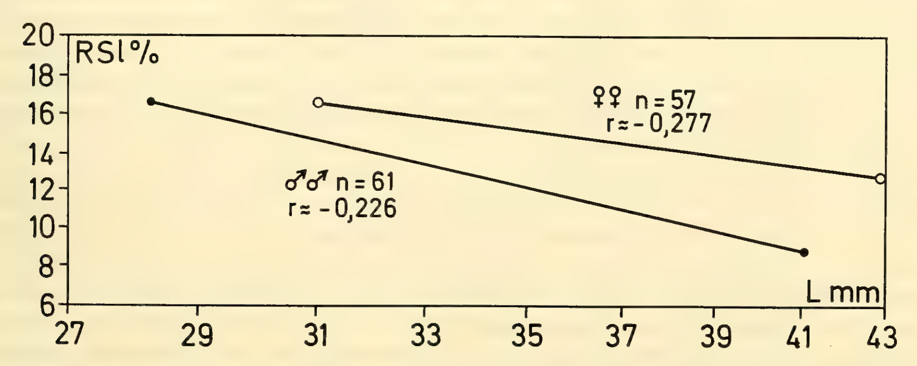


Abb. 7 *Graphium agamemnon*, gesamtes Material. Relative Schwanzlänge (RSl) als Funktion der Faltergröße (Hinterflügellänge L), oben ♀♀ (n=57), unten ♂♂ (n=61).

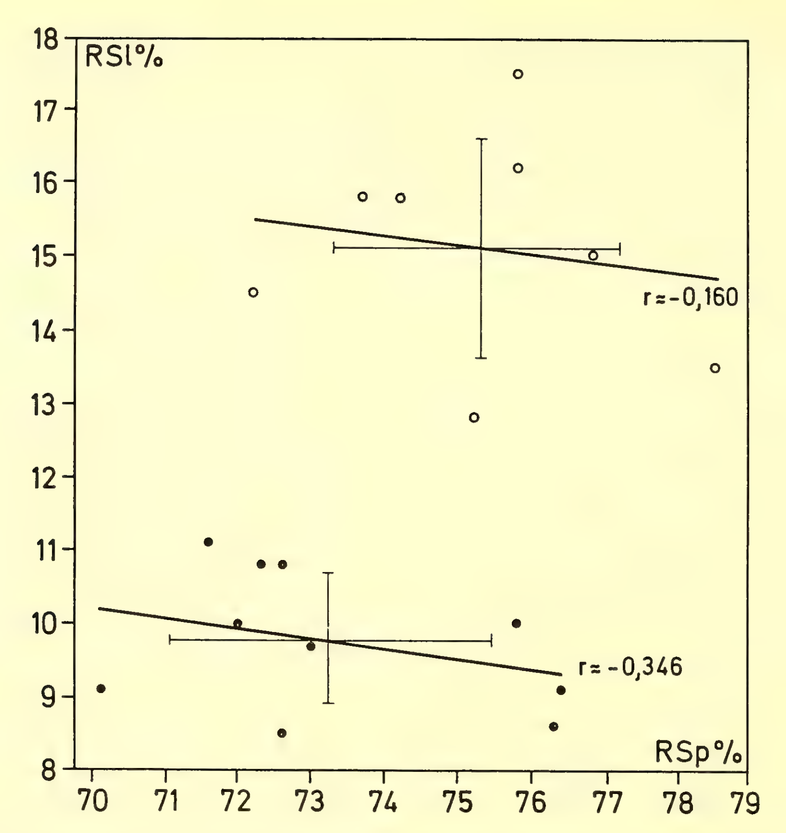


Abb. 8 *Graphium agamemnon*, Philippinen, Falter aus importierten Puppen. Relative Schwanzlänge (RSl) als Funktion der relativen Spannweite (RSp). Punkte ♂♂ (n=10), Kreise ♀♀ (n=8).

Die relative Schwanzlänge in Beziehung zu den Verbreitungsgebieten

Besondere Bedeutung erhält die RSl hinsichtlich der geographischen Verbreitung. Allen Autoren war aufgefallen, daß die Schwänze des *G. agamemnon* von Westen nach Osten kürzer werden, auch der Sexualdimorphismus (♀♀ meist längere Schwänze) wurde beachtet, jedoch nirgends genauer verfolgt. Abb. 10 zeigt drei *G. agamemnon*-Paare, links ♂♂, rechts ♀♀, oben Falter aus Südindien, in der Mitte von den Philippinen, unten aus dem Papua-Gebiet. Die Schwänze der ♂♂ sind durchwegs kürzer, am auffallendsten bei den Stücken von den Philippinen. Genauere Untersuchung ergibt: die Mittelwerte der RSl in den einzelnen Gebieten fallen von Westen nach Osten deutlich ab, und zwar bei den ♂♂ schneller als bei den ♀♀, wobei die Werte im äußersten Südwesten und ebenso im äußersten Osten verhältnismäßig nahe beieinander liegen, während dazwischen bedeutende Unterschiede bestehen (Abb. 11 a). Die Größenreduktion der RSl ist von der Faltergröße unabhängig, wie ein Vergleich von Abb. 11a mit Abb. 11b zeigt; die nach Osten größeren Falter (Abb. 11b) bleiben hinsichtlich der Schwanzlängen-Reduktion im allgemeinen Trend des Abfalls von Westen nach Osten (Abb. 11a). Da auf Abb. 11a als Abszisse keine metrische Skala verwendet wurde, wäre ein Rangordnungskoeffizient angebracht. Aus der Abbildung ist ersichtlich, daß dieser = −1 ergibt (gleich, ob man ihn nach Spearman oder nach Kendall berechnet), denn die Anordnung nach der Größe der RSl ist genau gegenläufig zu der Anordnung nach den Gebieten. Selbst bei der geringen Anzahl von n = 6 Wertepaaren ist der extreme Wert −1 des Koeffizienten bereits hochsignifikant. Die Sicherheitswahrschein-

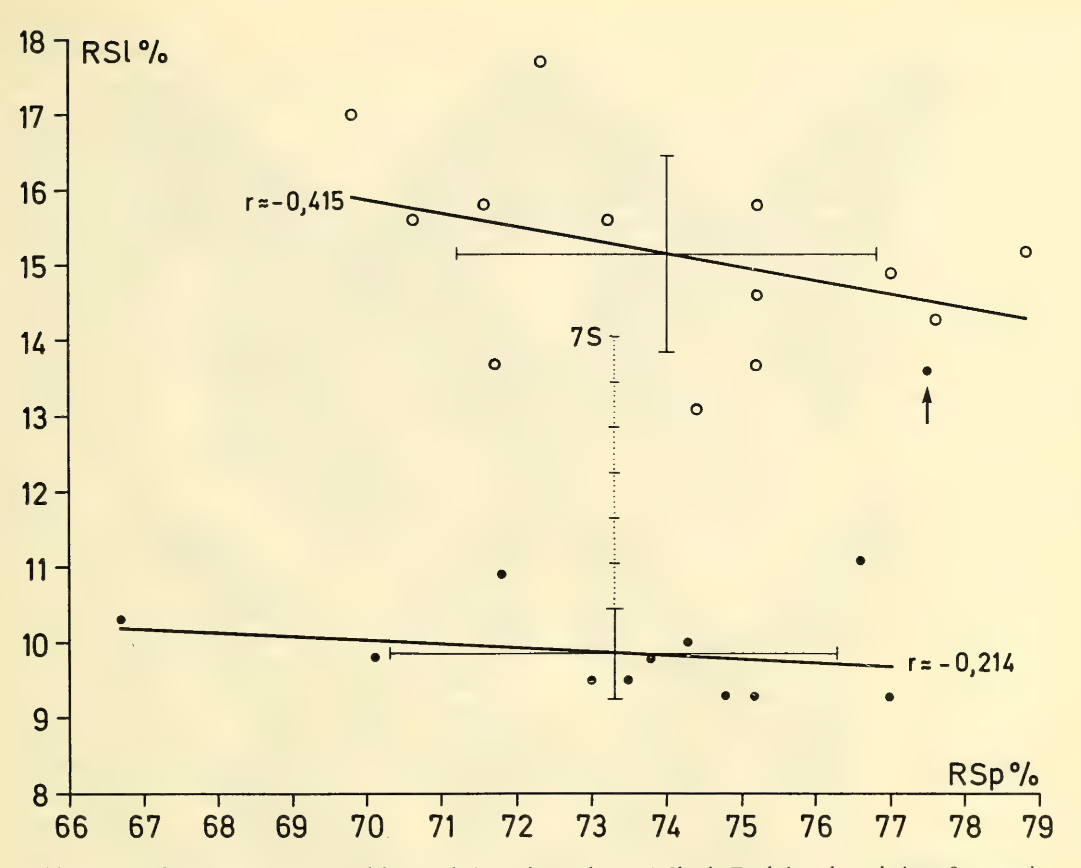


Abb. 9 *Graphium agamemnon*, Celebes. Relative Schwanzlänge (RSl) als Funktion der relativen Spannweite (RSp). Punkte ♂♂ (n=12), Kreise ♀♀ (n=13), Pfeil deutet auf die ♂-Extremvariante.

lichkeit der Unterschiede zwischen den RSl der Gebiete und der Geschlechter zeigt Abb. 12 (W-Test). Dabei wird deutlich, daß es sich bei der Verkürzung der RSl von Westen nach Osten um eine cline-artige Erscheinung handelt (sensu Huxley 1940, Mayr 1953, 1967), die verschieden schnelle Divergenzen beinhaltet, wobei der räumlichen Entfernung offensichtlich keine wesentliche Bedeutung zukommt. Die Falter der Kei-Inseln scheinen in RSl wie Größe außerhalb der allgemeinen Tendenz zu stehen, während die Falter der Philippinen die Abfallslinie der Nominatform *G. agamemnon* einhalten (Abb. 11).

Ergebnisse und Folgerungen

Die RSl ist von der Faltergröße und von der Flügelform unabhängig, also ein selbständiges Merkmal, und damit zu Vergleichen und Schlüssen größerer Tragweite geeignet. Nach den Befunden an *I. podalirius* (Wohlfahrt 1985) sind die Segelfalter-♂♂ gegenüber den ♀♀ apomorph, also in der Stammesentwicklung vorauseilend. Abb. 11 legt deshalb den Gedanken nahe, daß *G. agamemnon* sich unter fortgesetzter Schwanzreduktion von Westen nach Osten ausgebreitet habe, weil die ♂♂ in der Verkürzung der Schwänze den ♀♀ deutlich vorangehen. Dabei fällt der Schritt Südindien — Nordindien (Südhänge der großen Gebirge) insofern heraus, als hier die Ausbreitung von Süden nach

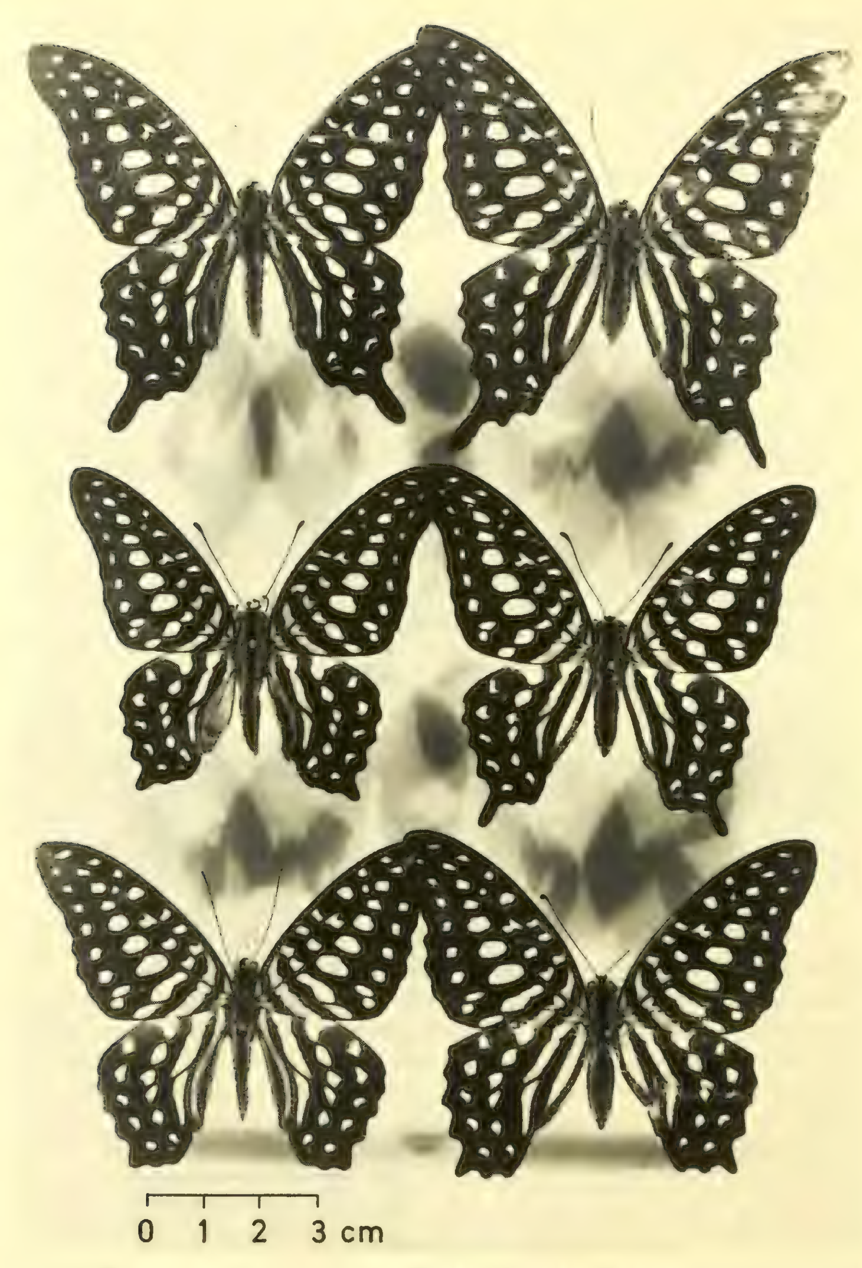


Abb. 10 *Graphium agamemnon*, ♂♂ und ♀♀ verschiedener Gebiete von West nach Ost, links ♂♂, rechts ♀♀, oben Südindien, Mitte Philippinen, unten Papua-Region.

Norden verlaufen sein muß. Um diesem Widerspruch zu begegnen, ist es zweckmäßig, geologische Gegebenheiten in die Betrachtung einzubeziehen und Gesichtspunkte der historischen Biogeographie einzuführen, besonders die Gegebenheiten der Kontinentalverschiebung zu beachten (Strasburger 1983, Ziswiler 1984, Sedlag 1987). Schmetterlinge erscheinen in palaeontologischen Funden zu-

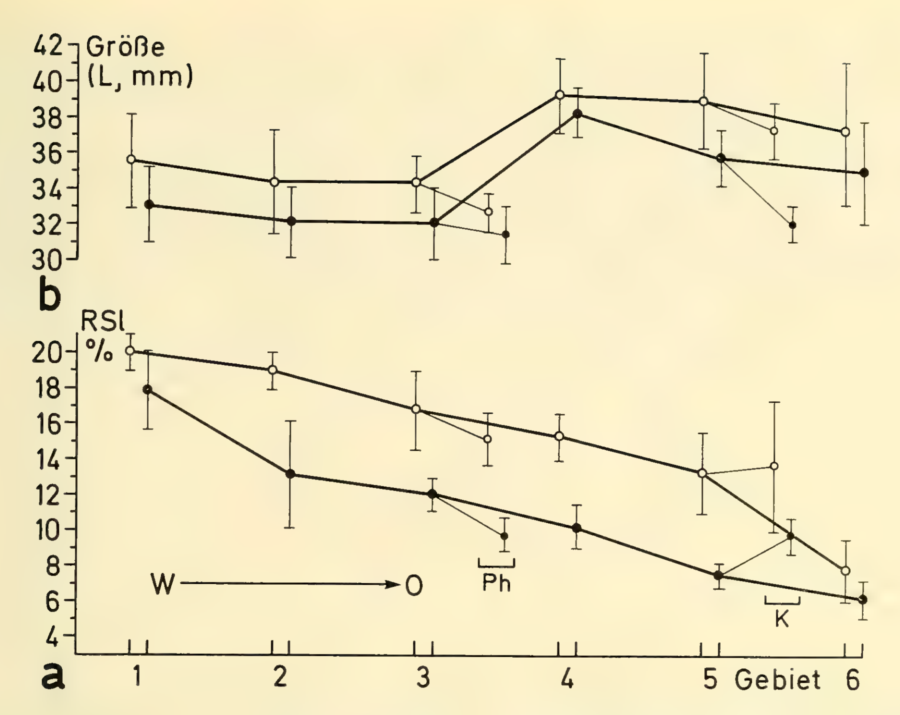


Abb. 11 *Graphium agamemnon*, relative Schwanzlänge (a) und Größe (b) als Funktion der Gebiete. 1: Südindien, 2: Nordindien, 3: Malaysia, Java, Kleine Sunda-Inseln, 4: Celebes, 5: Südliche Molukken (Amboina, Ceram), 6: Papua-Region, Ph: Philippinen, K: Kei-Inseln.

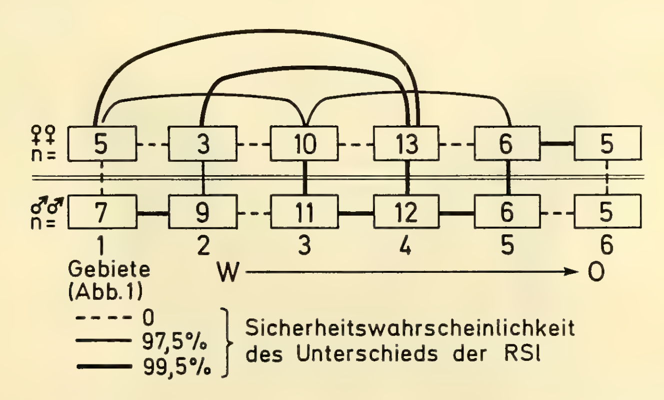


Abb. 12 *Graphium agamemnon*, Sicherheitswahrscheinlichkeit der Abnahme der relativen Schwanzlängen zwischen den Gebieten (W-Test), Bezeichnung der Gebiete wie auf Abb. 1 und 11.

erst im mittleren Jura. Aus dem Tertiär (obere Kreide) kennt man schon Vertreter vieler Familien, auch Papilioniden (Zittel 1924). Damals war mit großer Wahrscheinlichkeit das spätere Indien bereits völlig vom Block des alten Gondwanalandes getrennt und bewegte sich über das Tethys-Meer auf den Laurasia-Block zu. Sicher ist *G. agamemnon* schon um diese Zeit, also vor etwa 100 Millionen Jahren, auf dieser Platte entstanden. Mit dem Anlegen an Laurasia konnte die Ausbreitung nach Norden beginnen. Im Gefolge der Plattenverschiebung entstehen ab Tertiär an der Kollisionsfront von Indien

und Asien die jungen asiatischen Faltengebirge (Kayser 1925, Hohl 1987), wodurch wohl die Ausbreitung des *G. agamemnon* nach Norden aufgehalten und nach Südosten und weiterhin nach Osten gelenkt wurde. Im Bereich Philippinen bis Borneo tritt die Wallace-Linie auch für *G. agamemnon* als Barriere auf, denn die Falter von Celebes sind von denen der westlichen Gebiete deutlich verschieden, worauf schon Wallace (1865) hinweist. Dagegen scheint die Ausbreitung über die Großen und Kleinen Sunda-Inseln nach Osten möglich gewesen zu sein, wobei „Inselhüpfen" (Sedlag 1987) und gutes Flugvermögen wohl als bedeutsamere Ausbreitungsfaktoren anzusetzen sind als die Folgen eustatischer Schwankungen des Meeresspiegels, weil die Kleinen Sunda-Inseln nicht im Bereich der Schelfmeere der Kontinentalsockel liegen. Hier werden Falter der Kei-Inseln interssant, die auf Abb. 11 zu-

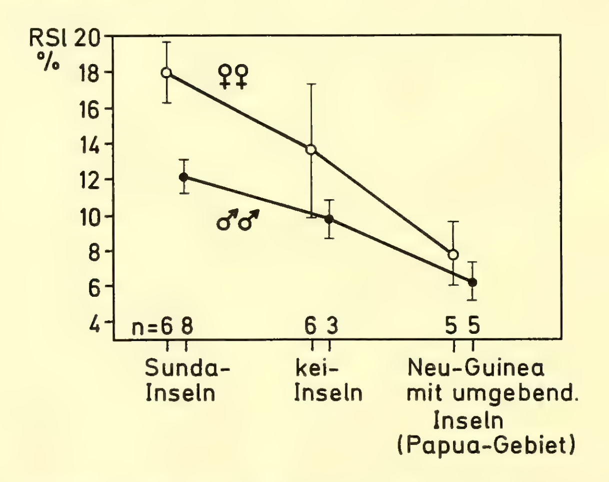


Abb. 13 *Graphium agamemnon*, relative Schwanzlänge (RSl), gleitender Übergang der Verkürzung nach Osten von den Sunda-Inseln über die Kei-Inseln in die Papua-Region.



Abb. 14 *Graphium agamemnon*, ♀ mit löffelförmigen Schwänzen (Nepal, Kathmandu Valley, Godbyan 1600–1800 m, 25. 7. 1967, leg. W. Dierl).

nächst unerklärlich aus dem Rahmen fallen. Werden die Werte für die RSl dieser Falter im Anschluß an die Sunda-Inseln (Java, Sumbawa, Sumba) gesehen, so ergibt sich ein gleitender Übergang zu den Werten aus der Papua-Region, der die Ausbreitung über die Sunda-Inseln nach Osten zu bestätigen scheint (Abb. 13). Die in der Literatur (Jordan 1909) betonte Faltergröße dürfte hier gegenüber dem sicher alten und sehr konservativen Merkmal Schwanzlänge weniger wiegen, weil sie von äußeren Faktoren ganz wesentlich mitbestimmt wird. Die Molukken scheinen ebenso wie die Papua-Region über die Kei-Inseln besiedelt worden zu sein, denn von hier aus ergeben sich zwanglos die Verhältnisse der RSl im Bereich der Süd-Molukken und von Celebes, die im Mittel etwa der RSl auf den Kei-Inseln entsprechen. Von den Nord-Molukken wird von Jordan (1909) ebenfalls die Kürze der Schwänze gegenüber der Nominatform betont. Als extreme Spezialisierung treten dann die Formen von Celebes in Erscheinung, gleichsam als Endglied dieses sekundären Ost-West-Vorstoßes, der dann in der Wallacelinie sein Ende fand. Zu einer genaueren Klärung wäre sehr viel mehr Material aus der Inelwelt der Wallacea erforderlich. Immerhin erscheint die geschilderte Entwicklung als Arbeitshypothese geeignet. Ein Vorstoß nach Westen von Sumatra aus könnte die Nikobaren und die Andamanen besiedelt haben, deren Falter denen der Nominatform *G. agamemnon* gleichen (Jordan 1909).

G. agamemnon zeigt in der Ausbildung der Schwänze eine beachtliche Variabilität. Im Bereich der geschwänzten Formen können mitunter Falter mit ganz kurzen Schwanzstummeln auftreten, die schon Linné als ab. *aegisthus* beschrieben hat (Jordan 1909). Im Norden des Verbreitungsgebietes kommen Varianten mit verhältnismäßig breiten löffelförmigen Schwänzen vor (Abb. 14), wie sie bei *Graphium weiskei* Ribbe und *G. macleayanum* Leech sowie bei vielen tropischen Schwalbenschwänzen gefunden werden. Eine besonders bemerkenswerte Abänderung ist das erwähnte ♂ von Celebes (Abb. 9). Seine RSl liegt gleichsam atavistisch im Bereich der Schwanzlängen der ♀♀. Der Fall ist um so bemerkenswerter, als es sich dabei um ein Exemplar mit großer RSp handelt, dessen RSl nach dem Verlauf der Regressionen (Abb. 8, 9) besonders niedrig sein müßte. Die ursprünglichen Formen sind sicher lang geschwänzt, wie auch die gleichmäßige Gitterzeichnung als ursprüngliches Merkmal gedeutet werden kann. Auf das gesamte Erscheinungsbild der Segelfalter gesehen stellt *Graphium agamemnon* mit den verhältnismäßig breiten Schwänzen und der Tendenz zur Schwanzlosigkeit gegenüber den *Iphiclides*-Arten mit sehr langen, dünnen und in vivo gedrehten Schwänzen eine besondere Gruppe dar, die sich wohl schon seit sehr langer Zeit unabhängig entwickelt hat. Durch die Befunde an *G. agamemnon* wird jedoch das Auftreten schwanzloser ♂♂ auch bei *I. podalirius* als Möglichkeit künftiger Weiterentwicklung denkbar, zumal das Fehlen der Schwänze mit großer Wahrscheinlichkeit keinen Selektionsnachteil bedeutet (Wohlfahrt 1986).

Danksagung

Für Ratschläge und Hilfe in statistischen Fragen danke ich Herrn Prof. Dr. H. Vogt, Institut für Angewandte Mathematik und Statistik der Universität Würzburg. Frau Dr. Elisabeth Wolf, Würzburg, bin ich für Diskussion und Textkritik dankbar. Ein kleiner Teil des Materials wurde aus neueren Originalausbeuten über den Handel erworben, ebenso die lebenden Puppen von den Philippinen. Leider war es hier nicht möglich, den genauen Fundort der Raupen zu erfahren. Der weitaus größte Teil der Falter wurde mir leihweise von der Bayerischen Zoologischen Staatssammlung in München überlassen, wofür ich Herrn Dr. W. Dierl zu großem Dank verpflichtet bin.

Zusammenfassung

1. Die Schwanzfortsätze an den Hinterflügeln des Segelfalters *Graphium agamemnon* (L.) zeigen im Verbreitungsgebiet von Westen nach Osten in ihrer Länge eine fortschreitende Reduktion.

2. Zum besseren Vergleich wurde das Verbreitungsgebiet nach Maßgabe der Ähnlichkeit der Schwanzlängen der Falter in Untergebiete aufgeteilt, deren Individuen unabhängig von den beschriebenen Unterarten jeweils zusammen bearbeitet wurden.

3. Die Schwanzlängen sind in % der Hinterflügel-Gesamtlängen erfaßt (relative Schwanzlänge RSl).

4. Die RSl ist von der Größe der Falter unabhängig.

5. Innerhalb jedes Bereichs entspricht die RSl der Flügelform in dem Sinn, daß zu spitzeren Vorderflügeln längere Schwänze der Hinterflügel gehören.

6. Beim Vergleich weit entfernter Gebiete erweist sich die RSl als unabhängig von der Flügelform.

7. Bei der von Westen nach Osten fortschreitenden Reduktion eilen die ♂♂ den ♀♀ voraus. Die ♂♂ sind demnach eindeutig apomorph.

8. Im äußersten Westen (Indien) verläuft diese Entwicklung von Süden nach Norden, deshalb könnte *Graphium agamemnon* noch vor der Angliederung Indiens an den Laurasischen Block entstanden sein.

9. Die Ausbreitung des *G. agamemnon* nach Osten jenseits der Wallace-Linie erfolgte höchst wahrscheinlich über die Kleinen Sunda-Inseln, wobei sich die zentrale Wallacea-Gruppe nach Westen und die Papua-Gruppe nach Osten wandte.

10. Durch die fortschreitende Schwanzreduktion bei *G. agamemnon* wird die Hypothese gestützt, daß auch für *Iphiclides podalirius* (L.) eine phylogenetische Tendenz zur Reduktion der Schwänze denkbar ist (Wohlfahrt 1986).

Literatur

D'Abrera, B. 1977. Butterflies of the Australian Region. – Lansdowne, Melbourne

Cater, W. F. (Hrsg.) 1983. Margaret Fountaine: Ich sammle nicht nur Schmetterlinge. – Zsolnay, Wien und Hamburg

Hohl, R. 1987. Wandernde Kontinente. – Urania, Leipzig

Huxley, J. S. et al. 1940. The new systematics. – Claredon Press, Oxford. (Zitiert nach E. Mayr 1953)

Jordan, K. 1909. *Papilio*. In: Seitz, A.: Die Großschmetterlinge der Erde, Bd. IX. – Kernen, Stuttgart

Kayser, E. 1925. Abriß der allgemeinen und stratigraphischen Geologie. – Enke, Stuttgart

Mayr, E. et. al. 1953. Methods and Principles of Systematic Zoology. – Mc Graw-Hill Book Company, Inc., New York, Toronto, London

–– 1967. Artbegriff und Evolution. – Parey, Hamburg und Berlin

Pfanzagl, J. 1968. Allgemeine Methodenlehre der Statistik Bd. II. – de Gruyter, Berlin

Rothschild, W. 1895. A Revision of the Papilios of the Eastern Hemisphere exclusive Africa. – In: Novit. Zool. **2** – London

Sedlag, U. und E. Weinert, 1987. Biogeographie, Artbildung, Evolution. – Fischer, Stuttgart

Strasburger, E. et al. 1983. Lehrbuch der Botanik. – Fischer, Stuttgart

Wallace, A. R.,1865. On the Phenomena of Variation and Geographical Distribution as illustraded by the Papilionidae of the Malayan Region. – Trans. Linn. Soc. London **25** (1)

Wohlfahrt, Th. A. 1979. Über Unterschiede zwischen Frühjahrs- und Sommergeneration des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.). – Spixiana **2**: 113–152

––1985. Über die Ausprägung der f. *ornata* Wheeler des Segelfalters *Iphiclides podalirius* (L.) in Vorderasien. – Mitt. Münch. Ent. Ges. **74**: 61–76

–– 1986. *Iphiclides podalirius* (L.) f. n. *ecaudata*, mit Bemerkungen zu einer denkbaren stammesgeschichtlichen Entwicklung der Flügelform bei Segelfaltern. – NachrBl. bayer. Ent. **35**: 91–94

Ziswiler, V. 1984. Tiergeographie. – In: Czihak, G. et al.: Biologie. – Springer, Berlin

Zittel, K. A. v. 1924. Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie), I. Abt.: Invertebrata. – Oldenbourg, München und Berlin